Zur Geschichte der biologischen Theorie der Evolution

L. SALVINI-PLAWEN

Abstract: **On the history of the theory of biological evolution.** This contribution presents a survey of the development of evolutionary thinking in the natural sciences and, later, in biology. The different approaches to overcoming the idea of a static existence (creation, spontaneous generation, constancy; creationism) are contrasted to the concept of changeableness (transformation, continuous differentiation, evolution). The shift from the former to the latter occurred in the early 19th century within the framework of evolutionary theory (LAMARCK 1809). The assumption of an evolutionary transformation of population variants through selection in a "struggle for life" led to the notion of descendence with a common ancestry of all organisms (DARWIN 1859). Subsequently, genetic research was able to demonstrate the mechanisms behind the variabitity of the genome (mutation, probablility, recombination), which initially pointed to mutation-induced saltations in evolution. Population-genetic results led to a "synthesis" of the various positions (DOBZHANSKY 1937) and, ultimately, to agreement on natural selection based on the population concept and on gradual evolution without purpose or design (teleology).

Key words: Organic evolution, biological evolution, history of theory, evolutionary concepts in biology.

Evolution bedeutet heute im allgemeinen Verständnis eine Veränderung oder Entwicklung im Rahmen der (geologischen) Zeit. Die Sinngebung steht daher der Auffassung einer unveränderlichen, statischen Existenz gegenüber (Konstanz-Lehre). Die biologische Evolution hängt hierbei untrennbar mit jenen Organismengruppen zusammen, welche wir – mehr oder minder gut abgrenzbar – als biologische Art (Species) verstehen und sie ist also der Prozess, dass sich im Laufe der Generationenabfolge die Nachfahren dieser Fortpflanzungsgemeinschaft ändern. Diese Vorstellung(en) von der Abwandlung begründet somit die Biologische Theorie der Evolution, welche konkret durch LAMARCK (1809) einsetzt. Obwohl daher also in einem geschichtlichen Abriss allein die vergangenen zwei Jahrhunderte zu berücksichtigen wären, sollen vorhergehende Ansätze und Vorbedingtheiten die Thematik abrunden sowie die kulturellen Abhängigkeiten beleuchten. Es ergeben sich daraus vier inhaltliche Bereiche: (1) Statik (Schöpfung, Urzeigung, Konstanz, Kreationismus) *versus* Entwicklung (Veränderlichkeit, Wandlung, Kontinuität, Evolution), (2) Veränderlichkeit und Wandlung der biologischen Art (biologische Evolutionstheorie), (3) Vielfalt und Art-Umwandlung (Deszendenztheorie), (4) Synthese durch die Populationsgenetik und Konsolidierung.

Das Ringen um die Überwindung der Konstanzlehre

Mit der Bildung der Stadtstaaten in Griechenland (7./6. Jh. v.u.Z.) setzte eine Demokratisierung ein, wodurch die Wissenschaft von einer Geheimsache der Priesterschicht (Entstehungs-Mythologie) zu einer Beschäftigung der freien Bürger werden konnte. In diesem Rahmen differenzierte sich auch eine materialistische, deduktive Philosophie zur Ergründung der *Physis* (Natur, Wesen, Beschaffenheit) der Dinge/Gegenstände. Es entstand eine kosmologische Naturphilosophie, welche das Göttliche als Teil der Materie einbezog und das deren Veränderlichkeit bewirkte (Pantheismus). Biologiehistorisch ergab sich hieraus (soweit es die überlieferten Fragmente ermöglichen) u.a. die Vorstellung, dass die Entstehung der Dinge/Gegenstände durch unterschiedliche Vorgänge aus einem Urstoff gesehen wurde (Urschöpfung). Unter den Ionischen Philosophen ist hierbei Anaximander von Milet (611/610-546 v.u.Z.) hervorzuheben, da er die Herkunft der Lebewesen aus Verdunstungsfeuchtigkeit ableitete und in der Folge von stacheligen Rinden umgeben annahm; mit der Landnahme sei die Hülle weggerissen und die Organismen hätten eine andere Lebensform angenommen. Auch der Mensch sei aus anders gestalteten, nämlich fischähnlichen Lebewesen hervorgegangen. Xenophanes von Kolophon (ca. 575-480 v.u.Z.) deutete daher süditalienische Fossilien als Verdunstungsrückstände derartiger Organismen. Empedokles aus Akragas/Sizi-

Denisia **20**, zugleich Kataloge der oberösterreichischen Landesmuseen Neue Serie **66** (2007): 7–22

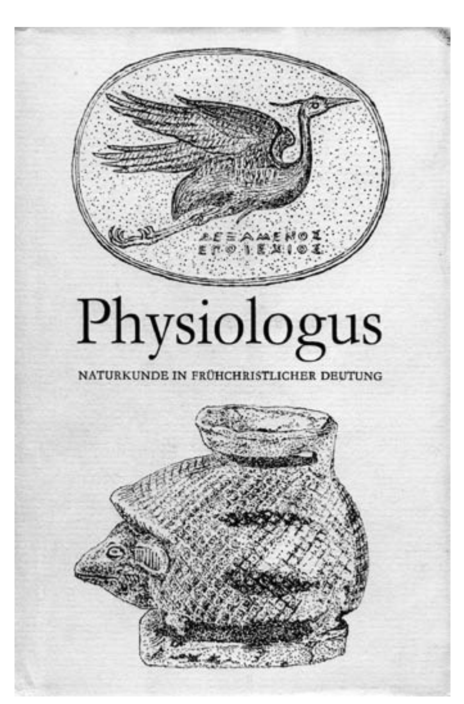


Abb. 1: Physiologus.

lien (495-435 v.u.Z) wiederum vertrat die Lehre, dass aus einer Vermischung der vier Urqualitäten Feuer, Äther/Luft, Wasser und Erde zunächst die verschiedenen Organe entstehen, welche dann durch die Seelenkräfte Liebe und Hass gemäß Zufall zu Lebewesen (einschließlich fehlerhafter, nicht lebensfähiger Missbildungen und von Fabelwesen) zusammenfügt werden. Ungeachtet solch erster Ansätze zu evolutiven Entwicklungsvorstellungen, verhaftete die Mehrheit der sogenannten Vorsokratiker jedoch in der Konzeption der Unveränderlichkeit des Seins. Dies wurde aber materialistisch aus der eigenen Kraft der Natur als geschlossenes System gesehen, ohne zielgerichtete Absicht (Teleologie) von außen, sondern als Ergebnis des Zufalls oder aus einer inneren Bedingtheit der Materie.

Trotz demokratischer Freiheiten geriet die kosmologische Naturphilosophie dennoch in Bedrängnis**:** Im Jahr 432 v.u.Z. wurde von der Volksversammlung in Athen auf Veranlassung des Orakelpriesters Diopethes das sogenannte Asebie-Gesetz beschlossen: „diejenigen, *welche nicht an das Göttliche glauben/die Religion nicht gelten lassen und astronomische Lehren verbreiten*, sollen vor Gericht gezogen werden". Gemäß dieses Gesetzes (*asebie* = Gottesleugnung) wurden u.a. vier prominente Vertreter zur Verbannung oder zum Tode verurteilt: Anaxagoras aus Klazomenae (ca. 400-428 v.u.Z.), der Bildhauer Phidias (ca. 475-425 v.u.Z.), Protagoras aus Abdera (ca. 480-415 v.u.Z.) und Sokrates (470-399 v.u.Z.). Zum Todesurteil für Protagoras erfolgte auch die öffentliche Vernichtung seiner Werke (erste bekannte Bücherverbrennung vor Ks. Diokletian 303 v.u.Z.); Sokrates wurde wegen „Verführung der Jugend zur Asebie" zum Freitod durch den Schierlingsbecher verurteilt.

Die Unterdrückung der freien Forschung durch die Staatsgewalt in Athen (Asebie-Gesetz) unterlief Aristokles, genannt Platon (428/427-348/347 v.u.Z.), durch seine Ideenlehre. Mit einer Art „Jenseitsmystik" überbrückte er die Gegensätze – da alle empirischen Gegenstände/Dinge wandelbar sind – durch das Postulat von unwandelbaren Idealvorstellungen (*eidos* = als vernünftige Ansicht, das Wesen der Sache selbst), wobei die Unterschiede allein auf Variationen beruhen. Zuoberst steht die Idee des Guten, die Platon jenseits der *physis* (materialistische Natur) mit dem Ideal einer vollkommenen, unveränderlichen und selbst genügsamen Gottheit identifizierte („Gott ist das Maß aller Dinge"); sie ist dazu bestimmt, die Brauchbarkeit der anderen Ideen als Urbilder der Dinge/Gegenstände zu gewährleisten, sodass sich die Welt als teleologisches Abbild einer vollkommenen Idee darstellt. Die atomistisch-materialistische Auffassung des Demokrit (welcher ca. 460-371 v.u.Z. außerhalb der Reichweite Athens in Makedonien lebte) wurde hierbei von Platon totgeschwiegen. Platons Schüler und langjähriger Mitarbeiter Aristoteles (384-322 v.u.Z.) löste sich vom Ideengebäude und wurde – allerdings aus politischen Gründen wegen seiner Verbindung (als Erzieher) zu Makedoniens König Alexander – ebenfalls wegen Asebie angeklagt und floh nach Euboea. Aristoteles gliederte die „theoretische" Wissenschaft (*philosophia*) in drei Bereiche**:** Die (1.) später als Metaphysik benannte, von der Materie unabhängige theoretische Philosophie als erklärende und begründende Erkenntnis; sie beinhaltet auch einerseits im Rahmen einer Kaskade das Göttliche als Erstbeweger einer von jeher bestehenden, ungeschaffenen, statischen Welt, andererseits das Seiende sowie die Ursachen und Prinzipien des Seienden. Die (2.) Physik oder Naturphilosophie (*historia* [*naturalis*]) als darstellende Kenntnis des Stofflichen und Beweglichen. Ein wesentlicher Beitrag lag hierbei in seinem, im 13. Jh. teils aus dem Arabischen, teils aus dem Griechischen ins Latein übersetzten biologischen Werk („Historia animalium"/Tierkunde, „De partibus animalium"/Über die Teile der Tiere, „De generatione animalium"/Über die Zeugung der Tiere, u.a.), womit er als Begründer der vergleichenden Methode gelten kann. Zudem suchte er auch nach den Ursachen der Gegebenheiten und nahm hierzu das *eidos*, in völlig anderer Bedeutung als bei Platon, als inneres gestaltendes, teleonomes Prinzip an (vgl. genetisches Programm). Die (3.) Mathematik als abstrakt denkbare Kenntnis.

Noch in den antiken Schulen und dann im gesamten mediterranen Raum dominierten nachfolgend die an Platon und Aristoteles orientierte Wissenschafts-Auffassung. Weder Lukrez (Titus Lucretius Carus, 98-55 v.u.Z.) mit seinem Lehrgedicht in Hexametern über die Natur („De rerum natura"), worin abseits von Göttern die Geschöpfe durch die Natur nach Gebrauch und

Nutzen beurteilt werden, noch Plinius d. Ä. (Gaius Plinius secundus, 23-79 u.Z.) mit seiner kompilatorischen Naturgeschichte („Naturalis historiae“) hatten hierzu Einfluss. Bis zur Anerkennung des Christentums und seiner Annahme als Staatsreligion (380/392) sind verschiedene dem gegenseitigen Verständnis dienende Angleichungen festzustellen; wesentlich war dann, dass einer der bedeutendsten Kirchenväter, Aurelius Augustinus von Hippo (354-430), die „Ideen“ Platons den unveränderlichen, der Schöpfung vorausgegangenen Gedanken Gottes gleichsetzte. Über Vermittlung der islamischen Wissenschaft fand auch im 11. bis 13. Jahrh. über die iberische Halbinsel (Toledo) und Sizilien verstärkt das Werk von Aristoteles im christlichen Abendland direkt Aufmerksamkeit; hier wurde es durch Albert Graf v. Bollstädt aus Lauingen/Bayern, als Albertus Magnus (1207-1280) einer der bedeutendsten geistlichen Gelehrten des Mittelalters, für die Theologie aufbereitet. Danach entsprach z. B. die von Aristoteles vertretene Auffassung von Urschöpfung und statischer Existenz (unter Zurückweisung des nicht-geschaffenen Seins) dem christlichen Schöpfungsgedanken. Es sind aber auch die zoologischen Schriften in Alberts Werk enthalten („De animalibus“, dessen 3. Teil als „Thierbuch“ den unten angeführten „Physiologus“ (Abb. 1) einbezog und bis ins 17. Jahrh. neu aufgelegt wurde), wobei er eine reihende Gruppierung der Organismen nach „Seelen-Kräften“(-Zuständen) vornahm. Ebenso vertrat sein einflussreicher Schüler Thomas v. Aquin (1225-1274), welcher eine philosophisch-theologische Synthese der Augustinus-platonischen und Albertus-aristotelischen Darlegungen schuf, eine derartige stufenweise Einteilung. Diese Einbindung der scholastischen Schriften von Albertus Magnus und Thomas v. Aquin in die christliche Lehre (Aristotelismus) und deren tiefgreifende Wirkung spiegelt sich in der Inquisitionsprozessen gegen Giordano Bruno (1548-1600) und gegen Galileo Galilei (1564-1642) wider, welche wegen „Häresie gegen aristotelische Naturlehre & christl. Kosmologie“ (1592-1600) bzw. wegen „Ablehnung der aristotelisch-scholastischen“ Naturlehre (1632/1633) von der Inquisition zur Rechenschaft gezogen wurden.

Die ersten Ansätze zu einer Entwicklungstheorie waren daher vom 3. Jh. v.u.Z. bis zur Aufklärung erstickt und verloren; weit über das Mittelalter hinaus stagnierte der wissenschaftliche Entwicklungsgedanke. Der Öffentlichkeit gegenüber wurden die Natur und ihre einzelnen Erscheinungsformen sowie Prozesse anhand der Bibel und mit Hilfe der symbolhaft-allegorischen, christlich-moralisierenden Deutungen des in 20 Sprachen übersetzten „Physiologus“ (ca. 200-15/16. Jh.) erklärt. Vereinzelte Ansätze zum Hinterfragen der Zusammenhänge blieben ohne nachhaltige Auswirkung – so z. B. wenn etwa Ks. Friedrich II. (1194-1250) an der Medizinischen Schule in Salerno zur Todesursachen-Erkennung erstmals seit der Antike menschliche Leichen sezieren ließ (Autopsie-Erlaubnis erst ab 1348 durch den Papst/Avignon anlässlich der Pest) oder die Augenlieder von Greifvögeln vernähen ließ um deren Geruchssinn zu prüfen. Erst mit der Renaissance (14./15.Jh.), nicht unwesentlich mitbedingt durch die beginnenden Entdeckungsreisen mit Einblick in fremde Organismen und andere Lebensformen, wurde das Interesse, die Neugier und der Forschergeist dahingehend geweckt, ebenso Abhängigkeiten nach dem Warum und dem Wie aufzuspüren. Auch hier bildeten entsprechende Überlegungen um kausale Zusammenhänge aber zunächst nur vereinzelte Erklärungen ohne Breitenwirkung, so wenn z. B. Leonardo da Vinci (1452-1519) am Medici-Hof (Florenz) anatomische Studien zum kausalen Ablauf von Bewegung durchführte oder Fossilien als durch klimatische Einflüsse veränderte Organismen früherer Epochen deutete. Doch mehrten sich zusehends in verschiedenen Wissenschaftsgebieten Hinweise und Erkenntnisse, welche sich nicht mit den biblischen Berichten in Einklang bringen ließen.

In der Anatomie und ihren funktionellen Bedingtheiten (Physiologie) erfolgte im Anschluss an das mathematisch-physikalische Verfahren von G. Galilei durch René Descartes (1596-1650) eine Mechanisierung des Weltbildes, welche auch die Organismen nur als physikalisch komplizierte Maschinen sah; die Entstehung der Lebewesen war für ihn ein Ergebnis von zufälligem Zusammentreffen von Partikeln. Während mit diesem mechanistischen „Kartesianismus“ durch Abkehrung von jeglicher Mystik (Scholastik, aristotelische Kosmologie) die wissenschaftliche Methode betont wurde, erzeugte er durch seine extremen Aussagen naturgemäß Widerstand bei vielen Biologen, welche dann den opponierenden, teleologischen „Vitalismus“ vertraten (Entstehung der Lebewesen durch eine „innere Urkraft – „*vis vitalis*“). Die Ausweitung der Einsicht im 17. Jh. anhand der Mikroskopie wiederum brachte eingehende Untersuchungen von Entwicklungsstadien, wobei die Differenzierung der Strukturen und Organe im Rahmen eines Präformismus gesehen wurde. Die Organismen seien danach bereits seit der Erschaffung der Welt vorgebildet vorhanden und ihre Organe würden lediglich ent- oder ausgewickelt, d.h. „*e-volviert*“; hierbei wurde der Organismus entweder von den „Ovulisten“ im Ei vorgebildet gedacht (z. B. M. Malpighi 1628-1694, J. Swammerdam 1637-1680) oder von den „Animalculisten“ im Spermium (z. B. A. van Leeuwenhoek 1632-1723, H. Boerhaave 1668-1738).

Diese Evolutions-Theorie deckte sich daher bis Ende des 18. Jahrh. mit der Präformations-Theorie und bezog sich auf die Individual-Entwicklung (Ontogenese); erst durch Herbert Spencer (1864) wurde der Begriff

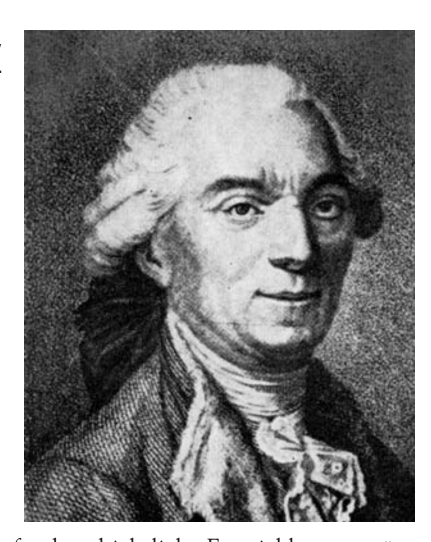


Abb. 2: Portrait G. L. Leclerc, Graf von Buffon (1707-1788).

„Evolution" auf erdgeschichtliche Entwicklungsvorgänge übertragen (wie er seit ca. 1900 allgemein verstanden wird), welch letztere demgegenüber bis dahin als „Transmutation" bezeichnet wurden. Dennoch war hiermit ein Entwicklungsvorgang einbezogen, wenn auch allein jener in den unteilbaren Einzel-Organismen, d.h. in jedem *In-dividuum*. Diese Vorstellungen führten 1714 G.W. Leibniz (1646-1716) zur verallgemeinernden „Monaden"-Lehre, wonach sich die Individuen aus durch die Schöpfung entstandenen, ewigen Einheiten zusammensetzen; von diesen wie bei den vorsokratischen Atomisten als unteilbar vorhandenen, unterschiedlichen „Monaden" ist jeweils eine vorherrschend und bestimmt als Lebensprinzip oder Seele die Entwicklungshöhe des Individuums. Übertragen auf die Gesamtheit der Organismen ergab sich (im Anschluss an Albertus Magnus & Thomas v. Aquin) die gleichzeitige Existenz von kontinuierlichen, graduell immer höher differenzierten Zuständen („*Scala naturae*"), worunter die Fossilien als frühe, umgestaltete Stadien bestehender Organismen einbezogen waren (Leibniz 1691). Diese Gradations-Vorstellung wurde durch Charles Bonnet (1720-1793) als eine alle Körper umfassende Seins-Stufenleiter im Sinne der Präformations-Theorie dargestellt (1745/1764/1779), welche die unveränderliche Vielfalt des Erschaffenen aufzeigte.

Der enorme Zuwachs in der Kenntnis der Organismen-Vielfalt aus fernen Ländern, etc., nährte den Bedarf nach Erklärungen: Sowohl die abgrenzende Gruppierung innerhalb der Mannigfaltigkeit (einschließlich der Fossilien) und ihren Ursprung, wie auch das jeweilige Einfügen der Organismen im Rahmen der Umwelt waren offene Fragen. Die Funde von Fossilien wurden mehr allgemein noch als Zeugen der Sintflut angesehen (vgl. unten, Cuvier). Das Ordnen der Vielfalt der Arten (1686 von John Ray als Fortpflanzungsgemeinschaft definiert) wurde durch Carolus Linnaeus/Carl v. Linné (1707-1778) im „Systema naturae" ab 1735 hierarchisch durchgeführt. In dieser Systemisierung, welche auf der Basis der Unveränderlichkeit (Konstanz durch Schöpfung) aufbaut, erwies sich besonders die binäre Nomenklatur (Genus/Gattung, Species/Art) stabilisierend und als methodisch weittragend (für Pflanzen in der „Species plantarum" 1753, für Tiere in der 10. Auflage des „Systema naturae" 1758 maßgebend). Die einmalige Unveränderlichkeit der Organismen wurde jedoch in Frankreichs Zeit der Aufklärung zunehmend angezweifelt. So vertrat der französische Diplomat Benoît de Maillet (1659-1738) in seinem 1716 geschriebenen, aber erst ab 1748 in mehreren Auflagen erschienen „Telliamed" eine deutlich anti-biblische Einstellung. Dieses phantasievolle Buch über die Entwicklung der Erde und seiner Organismen brachte nicht nur durch seine Chronologie, sondern ebenso durch die verschiedenen Veränderungen und Übergänge in den Lebensweisen, sowie durch die Umwandlung von Organismen Vorstellungen ein, welche zwar wenig wissenschaftlich fundiert waren, aber in der Aufklärung sicher ihre Breitenwirkung ausübten. In vielen Punkten ähnlich spekulativ, aber von anerkannten Schriften entlehnt, setzte sich ab 1749 der „Encyclopaedist" Denis Diderot (1713-1784) in mehreren Aufsätzen mit den anstehenden Fragen auseinander. Als einer der führenden Köpfe der Aufklärer („Les Philosophes") mit einem materialistischen Weltbild (ohne aber eine Veränderlichkeit anzusprechen) hatte er zweifellos einen großen Einfluss auf die geistige Bevölkerungsschicht. In dieser Gruppe der „Philosophen" ragte als Naturwissenschafter Georges Louis Leclerc, Graf von Buffon (1707-1788) (Abb. 2), heraus, welcher 1839 in Paris zum Intendanten des Jardin du Roi und Musée Royale bestellt worden war (heute: Jardin des Plantes & Musée d´Histoire naturelle). Als solcher beschäftigte er sich intensiv mit den lebenden Tieren sowie ihren charakteristischen Merkmalen auch in Bezug auf die Umwelt, und brachte die entsprechenden Darstellungen ab 1849 in der Buchserie „Histoire naturelle générale et particulaire" heraus. Dieses (vornehmlich die Wirbeltiere behandelnde) Werk bringt beschreibende Abhandlungen über die einzelnen Tierarten, wobei Buffon eine Kontinuität dahingehend sieht, dass es immer verbindende Zwischenstücke zwischen zwei verwandten Gruppen gäbe. Da er der Stufenleiter-Idee mit einer Höherentwicklung anhing, lehnte er das abtrennende Klassifizieren in hierarchische Gruppen der Linné-Schule (der „Nomenclateurs") ab und folgt der praktischen Anordnung gemäß der Nähe zum (mitteleuropäischen) Menschen. Im Rahmen des umfangreichen Werkes (bis zu seinem Tode 35 Bände, insgesamt 44 Bände) nahm Buffon auch verstreut zu den problematischen Themen über evolutive Entwicklung, über Art-Umbildung und Veränderlichkeit, oder über abgrenzbare Verwandtschaftsgruppen im Sinne des Evolutionsgedankens Stellung; er betrachtete jedoch die Arten als durch spontane chemische Verbindungen

entstanden (Urzeugungen) und hielt an deren Konstanz fest (Erschaffung, Schöpfung). Mag sein, dass Buffons zweideutig-verhaltene Endaussagen in den Pro und Contras zu diesen Themen aus Rücksicht auf den kgl. Zensor der Sarbonne Dr. Riballier erfolgten (vor welchem er schon 1851 einen Teil-Widerruf dahingehend machen musste, u.a. dass der Mensch – entgegen Linné – kein spezialisierter Affe sei). Dennoch bewirkten seine gesellschaftliche Stellung (mit guten Beziehungen zur Königin) mit weltmännischem Auftreten und hervorragender Erzählkunst in den Versammlungen und Salons, sowie seine Naturbeobachtungen und Lebensbeschreibungen der Tiere in seinem Werk, dass die Natur und ihre Betrachtung in das breitere Bewusstsein gelangten. Diese „Popularisierung" des Interesses an der Naturgeschichte bedingte, dass sich die geistigen Köpfe damit auseinandersetzten und Buffon so den Boden für den Durchbruch des evolutiven Entwicklungsgedankens bereitete: Buffon als Wegbereiter oder „Vater des Evolutionismus".

Auch der englische Arzt Erasmus Darwin (1731-1802), Ch. Darwins Großvater, griff 1796 in seiner „Zoonomia or the laws of organic life" einige Entwicklungsgedanken auf (z. B. Weitergabe von erworbenen Eigenheiten), ohne sie jedoch zu verfolgen. Dieses Werk war zudem literarisch als eine Art Lehrgedicht verfasst und konnte weder den akademischen Boden erreichen noch inhaltlich besondere Breitenwirkung erzielen.

Die Veränderlichkeit der Art: die unbeachtete Geburt der biologischen Evolutionstheorie

Jean-Baptiste de Monet, Chevalier de Lamarck (1744-1829) (Abb. 3) aus der Picardie lebte seit 1763 in Paris, wo er sich zusehends mit der Flora Frankreichs beschäftigte. Diesbezüglich aufmerksam gemacht, wurde Lamarck 1779 von G.L. Leclerc de Buffon als Hauslehrer wie Reisebegleiter für seinen Sohn eingestellt. 1788 vermittelte ihm Buffon dann eine Anstellung als Assistent für Botanik am Jardin du Roi; dort befasste sich Lamarck ab 1790 auch mit der Reorganisation der Institution. Dadurch konnte er diese, anschließend zu „Jardin des Plantes" umbenannt, vor Revolutions-Zerstörungen bewahren und sich selbst als Anhänger des Aristokraten und Hofgelehrten Buffon schützen (Buffons Sohn wurde hingegen am 10.6.1794 guillotiniert). So erfolgte auch 1793 die Ernennung zum Professor am Museum, allerdings für die nicht abgedeckten sog. niederen Tiere, für „Insekten und Würmer" (da er zudem schon 1792 über Muscheln publiziert hatte). So wendete sich Lamarck nun intensiv diesen Tiergruppen zu und übernahm (nach dem Tod von J. G. Bruguière, 1798) auch die Molluskensammlung. Durch seine Studien überzeugte er sich von der Verschiedenheit der Gruppen innerhalb der Evertebraten und folgte 1896 der Einteilung der Wirbellosen von Cuvier (vgl. unten) in sechs Klassen; in seiner siebenbändigen „Histoire naturelle des animaux sans vertèbres" (1815-1822) unterschied er schließlich zehn Klassen. Abgesehen von diesem systematischen Fortschritt war jedoch schon 1799/1800 eine wesentliche Änderung von Lamarcks Sichtweise eingetreten (vgl. BURKHARDT 1977): Offenbar durch seine Befunde an den intensiv untersuchten Muscheln und Schnecken, welche anhand chronologischer Reihen einen lückenlosem Übergang von fossilen zu rezenten Arten aufzeigten (u.a. von Miesmuscheln *Mytilus*), kam er zu der Schlussfolgerung, dass es sich um Linien mit allmählichem Wandel handeln musste, d.h. dass die Formenreihen mit jeweils gradueller Ähnlichkeit eine Kontinuität durch kontinuierliche Änderung (Art-Umwandlungen) widerspiegeln. Seine geologischen Studien überzeugten ihn von den Veränderungen der Erde und forderten, dass die Organismen einen entsprechenden anpassenden Wandel durchlaufen mussten oder ausstarben. Auch der zeitliche Aspekt von daher langsam ablaufenden Veränderungen bestärkte Lamarck in seiner Transmutationstheorie, welche den Menschen als Endglied der evolutiven Entwicklung einschloss (diesbezüglich Linné folgte und Darwin vorweg nahm). Die von Linné und in Frankreich durch den Systematiker R.-A. F. de Réaumur (†1757) vertretene unveränderliche Konstanz der Arten war für Lamarck (im Gegensatz zu Cuvier, vgl. unten) damit unvereinbar geworden und mit der zusammenfassenden Veröffentlichung dieser neuen Sichtweise 1809 als „Philosophie zoologique" wurde J.B. Monet de Lamarck zum Begründer der Evolutionslehre.


Abb. 3: Portrait J.-B. de Monet, Chevalier de Lamarck (1744-1829) aus 1802/03.

Natürlich waren hiermit noch keineswegs alle Probleme gelöst. Im Vordergrund standen besonders zwei Fragen: der Ursprung der Lebewesen und die Ursachen für deren evolutiven Wandel.

Für die Entstehung der Organismen nahm Lamarck schließlich dauernde Urschöpfung für zwei Entwicklungs-Serien (mit Seitenzweigen) an, einerseits von In-

fusorien (für Coelenteraten, Echinodermaten, Tunicaten, Mollusken), andererseits von Eingeweidewürmern (für Würmer, Arthropoden, Wirbeltiere); es gibt jedoch keine gemeinsamen Vorfahren. Für die Möglichkeit zur Transmutation (evolutiven Veränderung) im Artbereich sah Lamarck zwei kausale Begründungen (Abwandlungsmechanismen): einerseits die Fähigkeit oder den „inneren Trieb" zur Vervollkommnung (Perfektions-Trieb) entsprechend einer Stufenleiter; andererseits, besonders für die diesbezüglichen Abweichungen, die Fähigkeit der Organismen sich bei Veränderungen der Umwelt anhand des „inneren Triebes" durch Verstärkung benötigter Eigenschaften oder durch Funktionswechsel den neuen Bedürfnissen anzupassen, und die Weitergabe dieser Anpassungen durch Fortpflanzung (Vererbung von umweltbedingt erworbenen Eigenschaften). Diese Veränderungen erfolgen nach Lamarck während der Existenz der Welt im Rahmen eines geschlossenen Systems, welches nur innerhalb der Gesamtheit seiner im Gleichgewicht bleibenden Natur Umwälzungen erfährt (vgl. Vorsokratiker).

Lamarck brachte seine Theorie während der napoleonischen Restaurations-Phase heraus, was sich weltanschaulich als ungünstig erwies. Während jedoch die Auffassung über die Weitergabe (Vererbbarkeit) erworbener Eigenschaften schon vordem verschiedentlich vertreten wurde (z. B. von E. Darwin) und kaum mehr berührte, wurde die Evolutionstheorie ansich von der Mehrheit der wissenschaftlichen Gemeinschaft abgelehnt. Mag sein, dass seine ab 1794 veröffentlichten und von der Fachwelt als nicht fundiert und spekulativ abgelehnten, meteorologischen, chemischen und physikalischen Ansichten zur umfassenden Erklärung der Natur hierbei Lamarcks Seriosität und Glaubwürdigkeit belasteten. Jedenfalls zeitigte seine „Philosophie zoologique" kaum einen Nachhall, auch wenn sie da und dort erwähnt oder diskutiert wurde, – und das Weitere bewirkte Cuvier (vgl. unten).

Im Jahre 1793 wurde neben Lamarck der erst 21jährige Etienne Geoffroy de Saint-Hilaire (1772-1844) am Jardin des Plantes angestellt und zum Professor für Zoologie am Muséum d´Histoire naturelle ernannt; er hatte die Wirbeltiere zu vertreten. Er studierte zunächst Theologie, dann Physik und Medizin, und war durch den Réaumur-Schüler M.-J Brisson (1723-1806) für die Zoologie gewonnen worden. Er kam somit aus dem zu Buffon gegensätzlichen Kreis und war wohl deshalb bestellt worden. Doch Geoffroy St.-Hilaire bezweifelte ebenfalls die Konstanz der Arten und seine Ausgrabungen während des Ägyptenfeldzuges (1798-1802), seine vergleichenden Wirbeltier-Untersuchungen sowie seine embryologischen Studien zur Kiemendarm-Entwicklung (Rekapitulation) bestärkten ihn anhand der gefundenen „Analogien" (heute: Homologien) in der Auffassung der ursprünglichen Einheit des Bauplans aller Wirbeltiere (1820). Durch die Generationen hindurch erfuhr dieser Transformationen, wobei Geoffroy St. Hilaire zur Ansicht gelangte, dass das Entstehen dieser Umwandlungsprozesse in der unmittelbaren Einwirkung von Umweltfaktoren zu sehen seien (und nicht wie bei Lamarck vermittels Anpassungen). Die Ausweitung des Befundes von der Einheit des Vertebraten-Bauplans zur Theorie eines einheitlichen Bauplans für alle Tiere (z. B. von *Octopus*/Krake und *Anas*/Ente) war jedoch zu spekulativ-unglaubwürdig, sodass sie Cuvier (1830) unschwer widerlegen konnte (vgl. unten).

Im Jahr 1794 vermittelte Geoffroy St.-Hilaire mit Einverständnis von Lamarck die Einstellung von G. Cuvier (1769-1832) als Assistent des Anatomen Mertrud am Jardin des Plantes und knapp danach (1795) auch als Lehrer an der Pariser Zentralschule (Collège de France). Georges Cuvier (Georg Leopold Küfer), körperlich durch seinen großen Kopf mit rötlichen Haaren auffallend, war in Mömpelgard/Montbéliard im Elsaß (damals Württemberg) geboren, besuchte bis 1786 die Karlsschule in Stuttgart (wo bis 1880 auch Friedrich Schiller weilte) und wurde Hauslehrer in der Normandie. Dort beschäftigte er sich u.a. mit Meerestieren und kam hierbei zur Auffassung (1795), dass die wirbellosen Tiere mit ihrer Diversität in sechs Klassen zu unterteilen seien. 1798 wurde Cuvier, bereits ein hervorragender vergleichender Anatom, zum Professor am Musée d´Histoire naturelle ernannt. Sein breites Wissen von der Organisation der Tiere brachten ihn in der Folge (1800-1805) zur Erkenntnis, dass im Rahmen der Synorganisation jedes Lebewesens die Organe voneinander abhängig ausgeprägt sind (z. B. Horn- & Geweihträger mit Pflanzenfresser-Gebiss) und dass daher zum Erkennen der Organisation nicht alle Teile notwendig sind (Korrelationsgesetz). Dies führte Cuvier auch zur zielsicheren Rekonstruktion fossiler Wirbeltiere, welche er u.a. 1811 überaus zahlreich im Pariser Becken fand. Diese Fossilfunde gehörten allerdings in unterschiedlichen Formen jeweils einer bestimmten geologischen Schicht an, woraus Cuvier hinsichtlich der Arten-Konstanz mehrere lokale Umwälzungen mit Aussterben und Neu-Zuwanderung postulierte (Katastrophen-Theorie). Auch die Ergebnisse des Bergbau-Ingenieurs William Smith (1769-1839) in England und Wales (1815) über die geologische Schichtung bes. anhand von Leitfossilien (vorwiegend Ammoniten), welcher damit zum Begründer der Stratigraphie wurde und diese auf Schöpfungskatastrophen zurückführte, entsprachen Cuviers Auffassung. Im vierbändigen „Règne animal" (1817) führte Cuvier dann aus, dass dem Tierreich vier scharf getrennte Baupläne zugrunde liegen (Wirbeltiere, Mollusken, Arthropoden, Strahltiere/Radiata), welche jedoch ebenso wenig wie die enthal-

tenen Klassen untereinander Verbindungen oder Übergänge aufwiesen; er hob damit und weiterhin die Diskontinuität der Organismen mit ihrer Unverändertheit und Unwandelbarkeit als konstant seit ihrer Erschaffung hervor (Essentialismus). Obwohl er zwar in der Folge selbst feststellte, dass die Fossilien in den stratigraphisch aufeinander folgend jüngeren Schichten der rezenten Fauna immer ähnlicher wurden, verweigerte Cuvier zeitlebens eine Folgerung hinsichtlich Entwicklungsstufen (*Scala naturae*) oder Kontinuität.

Es war klar, dass die unterschiedlichen Auffassungen von Lamarck & Geoffroy St. Hilaire einerseits und Cuvier andererseits nicht ohne Spannungen blieben, und so kam es dann zwischen Cuvier und Geoffroy St. Hilaire (Lamarck war bereits verstorben) ab 15. Feber 1830 zum Streitgespräch in den Sitzungen der Pariser Akademie, welches sich zwei Jahre lang hinzog. Allerdings ging es hierbei um den methodischen Unterschied der vergleichenden Betrachtung als formbetonender, deduktiver Synthetiker (Geoffroy St. Hilaire) oder als funktions-betonender, induktiver Analytiker (Cuvier); die von J.W. v. Goethe verfasste, bekannte Stellungnahme zu diesem „Pariser Akademiestreit“ (Jahrb. für wiss. Kritik 1830 & 1832) deutet an, dass Cuvier mehr überzeugen konnte und sie schlägt eine vermittelnde, sich gegenseitig ergänzende Betrachtungsweise vor. Die gegensätzlichen Vorstellungen hinsichtlich Veränderlichkeit oder Konstanz der Organismen wurden nur von Geoffroy St. Hilaire kurz am 11. Oktober 1830 und im März 1831 angesprochen, ohne jedoch in den Vordergrund zu treten. Insgesamt war aber dieser Interpretations-Gegensatz längst zugunsten von Cuvier entschieden. Weder das bedächtige Begründen von Lamarck noch die überzogene Meinung von Geoffroy St. Hilaire konnten gegen die rhetorisch überzeugenden und praxisnahen Darstellungen des Anatomen und Paläontologen Cuvier standhalten; zudem trug dessen sich steigernde Präsenz auch in öffentlichen Funktionen nicht unwesentlich zu seiner Dominanz bei. Daraus ergab sich, dass ebenso Cuviers essentialistische wissenschaftliche Interpretation – noch überspitzter in Frankreich durch H. de Blainville (1771-1830) sowie A.D. d`Orbigny (1802-1857) und in den USA an der Harvard seit 1846 durch Louis Agassiz (1807-1873) vertreten – die Auffassung von Veränderlichkeit, Wandel und Kontinuität (Evolutionslehre) bald überschattete und in die Nicht-Präsenz verdrängte.

In England vertrat jedoch der Geologe Charles Lyell (1797-1875) in den dreibändigen „Principles of Geology“ (1830-1833) die Auffassung, dass in der Vergangenheit wie heute die gleichen Kräfte und Prozesse bei geologischen Umgestaltungen vorliegen und dass diese zyklisch ablaufen; er lehnte mit dieser Aktualitätstheorie sowohl eine gerichtete Veränderung der Welt wie auch die Katastrophen-Theorie ab. Hinsichtlich der Organismen hob er für die Ereignisse in der Natur die Bedeutung der Arten hervor, deren (wie bei Lamarck) umweltbezogene Existenz durch Veränderungen jedoch nicht angepasst wurde (wie bei Lamarck), sondern (da konstant) jeweils zum Aussterben führte; hinsichtlich der zyklischen Entstehung neuer Arten berief er sich jedoch auf fortwährende schöpferische Eingriffe. Ch. Lyell blieb daher bei der Konstanz-Lehre ohne Entwicklungsvorstellung und fand sich somit weitgehend im Einklang mit der ihn umgebenden, teleologisch geprägten wissenschaftlichen Gesellschaft.

Damit war auch in England jede evolutive Entwicklungsidee mehr oder minder verdrängt – bis im Jahr 1844 das populärwissenschaftliche Buch „Vestiges of the natural history of creation“ („Spuren der natürlichen Schöpfungsgeschichte“) erschien, welches unverhohlen das Prinzip der fortschreitenden Entwicklung der Tiere vertrat, mit Artbildung durch Änderung während des Fortpflanzungsprozesses. Die hierin vertretene Evolutionstheorie war mit mehreren, gut einsichtigen Argumenten abgestützt, so u.a. durch die stratigraphische Abfolge der Fossilien von niederen zu höheren Organismengruppen, die zeitliche Abfolge der Vervollkommnung der Entwicklungslinien, die ontogenetische Rekapitulationen, die rudimentären Organe. Die empörten, z. T. beschimpfenden Reaktionen hatte der Autor wohl vorausgesehen, da das Buch anonym erschien; sie wirkten aber als Reklame, sodass bis 1860 elf Auflagen erschienen. Wenngleich sachlich zahlreiche Fehler enthalten und fachlich Missinterpretationen festzustellen waren, erreichte der erst viel später eruierte Autor, der autodidaktische schottische Verlagsbuchhändler Robert Chambers (1802-1871), dass durch die Breitenwirkung des Buches nunmehr – 35 Jahre nach Lamarck – der Evolutionsgedanke als solcher präsent war. Es bewog auch Henry Walter Bates (1825-1892) und Alfred Russel Wallace (1823-1913) im Jahr 1848 zu einer mehrjährigen Südamerika-Reise um Tatsachen zur Lösung für den Ursprung von Arten zu sammeln. Während Bates bis 1859 blieb, kehrte Wallace 1852 zurück, verlor jedoch alle Unterlagen durch Brand und Untergang des Schiffes „Helen“ (6.8.1852); er machte sich aber – ungebrochen – 1854-1862 auf eine neue Forschungsreise in den Malayischen Archipel (Indonesien) auf.

Im deutschsprachigen Raum war der evolutive Entwicklungsgedanke unterschwellig offenbar weit verbreitet, wenn er auch nicht hervortretend aufgegriffen wurde; viele hielten sich aber an Cuvier und/oder lehnten die Transformation, wie 1828 der Embryologe Karl Ernst v. Baer (1792-1876) oder ab 1841 der Paläontologe Heinrich Georg Bronn (1800-1862), ausdrücklich ab. Allein der Botaniker Franz Unger (1800-1870) in Wien

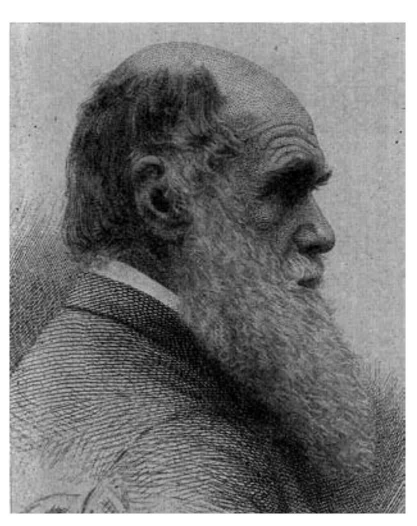


Abb. 4: Portrait Charles R. Darwin (1809-1882).

vertrat im „Versuch einer Geschichte der Pflanzenwelt" (1852) unter Ablehnung der Artkonstanz den gemeinsamen Ursprung der nach und nach hervorgetretenen Pflanzenformen und dass jede neue Pflanzenart aus einer anderen hervorgegangen sein muss.

Die Abstammungslehre (Deszendenztheorie)

Charles Robert Darwin (1809-1882) (Abb. 4) aus Shrewsbury am Severn (Mittelengland), sensibel und schüchtern-gehemmt, war in seiner Jugend ein sehender Naturbeobachter, welcher dem trockenen Unterricht wenig abgewinnen konnte und sich besonders für Käfer interessierte. Ohne Begeisterung widmete er sich auch zwei Jahre dem Medizin- wie Geologie-Studium in Edinburgh, wo er jedoch bei dem universell gebildeten Naturforscher Robert Edmond Grant (1793-1874) wissensvermittelnde Unterstützung erfuhr und u.a. in die Vielfalt der marinen Wirbellosen eingeführt wurde. Anfang 1828 wechselte er für gut zwei Jahre nach Cambridge zum Theologie-Studium, welches er mehr geduldig als freudig bis zum Bakkalaureat im April 1831 absolvierte. Auch hier widmete sich Darwin mehr der Natur und fand in dem Botanikprofessor und breit interessierten Naturbeobachter John Stevens Henslow (1796-1861) einen gleichgesinnten Freund, mit welchem er regelmäßig ausgedehnte Spaziergänge unternahm. Der von Henslow empfohlene Adam Sedgwick (1785-1875) wiederum lehrte ihn die geologischen Verhältnisse einer Gegend zu erkennen. Henslow war es auch, welcher nach Absage seines Schwagers kurzfristig Darwin als Naturforscher für die „Beagle"-Expedition nach Südamerika unter Kapitän Robert Fitzroy (1805-1865) vorschlug. Charles Darwin sah durch eine Teilnahme die Chance fremde Gegenden und deren Natur kennen zu lernen – und sagte zu. Bevor die „Beagle" am 27. Dezember 1831 in See stach, hatte Darwin noch den gerade erschienenen ersten Band der „Principles of Geology" von der Ch. Lyell erworben (den 2. Band erhielt er im Oktober 1832 in Montevideo); soweit es Darwin seine bei schlechtem Wetter obligatorische Seekrankheit ermöglichte, waren Lyells Buch und die Reisebeschreibung von A. v. Humboldt (englisch 1819) zwei wesentliche Lektüren an Bord. Diese Weltreise, welche (statt der geplanten zwei Jahre) bis zum 2. Oktober 1836 dauerte, war zweifellos das entscheidende Ereignis für Darwins weitere wissenschaftliche Entwicklung. Zurückgekehrt, hielt er sich zunächst in Cambridge auf, um das Sammlungsmaterial zu sortieren und an verschiedene Fachleute zu verteilen. Am 7. März 1837 zog er nach London und im Jänner 1839 heiratete er sein Cousine Emma Wedgwood. Darwins litt jedoch zunehmend an Ermüdungserscheinungen, Kopfschmerzen, Magen- und Darmstörungen, welche ihn in der Arbeit beeinträchtigten und behinderten. So zog das Ehepaar im September 1842 aufs Land, nach Down in der Grafschaft Kent, wo Darwin Dank seines ererbten Vermögens und der aufopfernden Sorge seiner Frau bis zu seinem Tode am 19. April 1882 als Privatgelehrter lebte.

In den Folgejahren nach seiner Rückkehr versuchte Darwin die verschiedensten Beobachtungen und Feststellungen wissenschaftlich zu ordnen; hierunter waren die zahlreichen Fossilien in der Pampas Argentiniens, die Vögel der Galápagos-Inseln und die Korallenriffe am eindruckvollsten. Er entwarf in den Notizbüchern aus 1837 und 1838 („notebooks on transmutation of species") verschiedene Theorien um die Fakten in Einklang zu bringen und fand letztlich, dass nur evolutive Vorgänge eine Beantwortung ermöglichen. Durch Lyells Buch war Darwin auf die Arten als Problem-Schwerpunkt aufmerksam geworden; deren Rolle (Ursprung der Vielfalt) musste dargelegt werden, wobei Darwin kaum zwischen Art und Varietät unterschied, also (im heutigen Sinne) allgemein von Populationen ausging. Im Gegensatz z. B. zur Ansicht von Lyell (Entstehung von konstanten Arten durch „schöpferische Eingriffe"), kam er 1837 nach der Bestimmung der Galápagos-Vögel (durch John Gould, 1804-1881) zur Feststellung, dass die Insel-Arten zum Teil nur unscharf charakterisierbar waren und keine deutlichen Abgrenzungen aufwiesen; dies ließ sich nicht mit der Art-Konstanz vereinen. Andererseits deutete ihre relativ geringe Verschiedenheit zur südamerikanischen Festlandsfauna auf eine geologisch junge Ausformung, wie ebenso die Verteilung nah-verwandter Arten in Südamerika auf junge evolutive Umwandlung von Arten („transmutation of species") hinwies. Als erklärenden Mechanismus des diesbezüglichen Potentials der Populationen postulierte er eine natürliche Auslese (Selektion) aus ihren Varianten. Angesichts von Zuchtergebnissen bei Haustieren und Kulturpflanzen, bei welchen die Züchter gezielt verschiedene Varianten nutzten, setzte Darwin ab Herbst

ON

THE ORIGIN OF SPECIES

BY MEANS OF NATURAL SELECTION,

OR THE

PRESERVATION OF FAVOURED RACES IN THE STRUGGLE FOR LIFE.

BY CHARLES DARWIN, M.A.,

FELLOW OF THE ROYAL, GEOLOGICAL, LINNÆAN, ETC., SOCIETIES;
AUTHOR OF 'JOURNAL OF RESEARCHES DURING H. M. S. BEAGLE'S VOYAGE ROUND THE WORLD.'

LONDON:
JOHN MURRAY, ALBEMARLE STREET.
1859.

Abb. 5: Titelseite aus Ch. Darwin (1859).

1838 anstelle der Züchter den „Kampf ums Leben" („struggle for life") als Selektions-Ursache ein. Dieses Prinzip entnahm er nach der Lektüre der „Bevölkerungstheorie" („Principle of population", 6. Auflage 1826) von Thomas Robert Malthus (1766-1834) in Anlehnung an das dort ausgeführte „Ringen ums Dasein" („struggle for existence"). Das Auffinden zahlreicher Rinder- und Pferde-Skelette als Folge einer rezenten Dürreperiode in Patagonien zeigten hierzu auf, dass die Tiere der Pampas-Fossilien ebenfalls durch natürliche (Umwelt-)Ereignisse, und nicht durch Erdkatastrophen (Cuvier), umgekommen sein konnten; d.h. sie fielen dann dem Kampf ums Leben zum Opfer, während verwandte Arten überlebten und ihre Nachkommen heute noch in Südamerika existieren. Als Erklärung zum Entstehen der Variabilität der Arten nahm Darwin jedoch – ähnlich wie Geoffroy St.-Hilaire – veränderte Umweltbedingungen (z. B. des Klimas) an, welche das Gleichgewicht des (perfekten) Angepasstseins aufhoben und dadurch Variabilität hervorriefen.

Darwin hatte dann 1842 seine Theorie von der natürlichen Selektion kurz (als „Sketch") umrissen und 1844 ein Manuskript mit 230 Seiten (als „Essay") fertig gestellt; er zögerte aber noch mit einer Veröffentlichung – dies möglicherweise hinsichtlich der Nicht-Übereinstimmung mit der Auffassung des dominierenden Ch. Lyell und nicht zuletzt wohl auch deshalb, dass er mit anderen Arbeiten beschäftigt war. Hierunter erbrachten die Untersuchungen an Cirripediern eine Hinwendung zu einem morphologischen (statt biologischen) Artbegriff. Ein weiterer Grund dürfte in dem Erscheinen des „Vestiges"-Buches von R. Chambers liegen (1844; vgl. oben); Darwin wollte die Einwände und die Kritik an dieser Evolutionstheorie berücksichtigen und seine eigenen Darlegungen diesbezüglich abstimmen und verdeutlichen; er unterschätzte aber offensichtlich die Breitenwirkung des Buches und damit die Möglichkeit, dass auch andere Forscher die Thematik aufgreifen (vgl. Wallace, Bates). Wenig später (1847) unterschied der Morphologe Richard Owen (1804-1892), welcher die fossilen Säuger der Beagle-Expedition bearbeitet hatte (1840), zweierlei Ähnlichkeiten der Merkmale: einerseits jene im Organisations-Gefüge gleich angeordneten und/oder aufgrund gleicher Entwicklungsbasis ähnlichen Merkmale als „Homologien", welche Owen dem Archetypus zuordnete (und schon von Geoffroy St.-Hilaire als Bauplan-Kriterien herangezogen wurden), und andererseits die Ähnlichkeiten hinsichtlich gleicher Funktion ohne morphologische Übereinstimmung aber als „Analogien". Obwohl sich Darwin mit diesem morphologischen Thema auseinandersetzte, formulierte er dann (1859) (Abb. 5) nur allgemein, dass die (homologen) Ähnlichkeiten durch den gemeinsamen Vorfahren zu erklären sind. Was ihn aber wahrscheinlich zudem zögern ließ, dürfte darin gelegen sein, dass er noch keine zufriedenstellende Antwort auf die Frage nach dem Entstehen der Variabilität (vgl. oben) gefunden hatte. Nun reifte die Ansicht, dass die Mitglieder einer Population von sich aus dazu neigen in ihren Merkmalen zu divergieren und dass diese Verschiedenheit zum Teil vererbbar ist; dadurch sind die Varianten jeweils für verschiedene Bedingungen geeignet und können sich – jeweils vorangepasst – entsprechend vermehren (Divergenz-Prinzip).

Der weltreisende Zoologe und Sammler A. R. Wallace (vgl. oben) studierte inzwischen in Indonesien (Sunda-Inseln, Aru-Inseln) die Vielfalt der Tierwelt, u.a. der Insekten in Farbe und Gestalt, der Paradiesvögel, etc., sowie die Kulturen und Sprachen der einheimischen Bevölkerung. Bereits 1855 veröffentlichte er einen Artikel über die Entstehung neuer Arten (Annals & Magazine of Natural History 16: 184-196) dahingehend, dass er die nächstverwandten Arten mit dem gleichen oder nahe gelegenen geographischen Raum korreliert sah, und dass er – ebenfalls in Anlehnung an Th. R. Malthus – die Artaufspaltung durch Überleben der jeweils Tüchtigeren in räumlich getrennten Fortpflanzungsgemeinschaften annahm. Darwin reagierte auf die Veröffentlichung erst zwei Jahre später in einem Brief an Wallace, worin er dessen Ausführungen zustimmte. Inzwischen hatte auch Ch. Lyell den Artikel von Wallace kennen gelernt und bedrängte nun Darwin, dass dieser seine Vorstellungen endlich veröffentlichen solle, damit ihm Wallace nicht zuvorkomme; Darwin begann daraufhin im Mai 1856 seinen „Essay" aktualisierend um- bzw. neu zu schreiben (unter dem Titel „Natural selection"). Im Juni 1858 erhielt Darwin jedoch von Wallace einen Brief samt einem Manuskript zur Begutachtung und Veröffentlichung („On the tendency of varieties to depart indefinitely from the original type"). Darin vertrat Wal-

lace die gleichartige Theorie zur Artbildung wie Darwin, und Darwin kam nun in Bedrängnis. Über Vermittlung von Lyell und des führenden Botanikers Joseph Dalton Hooker (1817-1911) wurde beschlossen den Aufsatz von Wallace zusammen mit Auszügen aus Darwins „Essay“ in der Sitzung am 1. Juli 1858 der Linnean Society in London vorzutragen. Beide Lesungen zogen jedoch weder besondere Aufmerksamkeit noch größeres Interesse nach sich, und ebenso blieb die akademische Fachwelt nach der Veröffentlichung beider Beiträge in den „Proceedings der Linnean Society“ (Zoology III: 45-62, 1858) unbeeindruckt und gelassen – sei es aus fehlendem Verständnis oder sei es aus mangelndem Interesse. Auf Drängen seiner Umgebung arbeitete Darwin fieberhaft an seinem Buch weiter und im November 1859 kam es als „Kurzfassung“ unter dem Titel „On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life“ heraus.

Mit dieser Veröffentlichung „Über die Entstehung der Arten durch natürliche Auslese“ war die Öffentlichkeit aufgerüttelt oder gar provoziert (Kirche) worden und die Fachwelt war angehalten (zustimmend oder ablehnend) Stellung nehmen. Obwohl Darwin keine transmutative (evolutive) Entwicklungsabfolge der Organismengruppen darlegte („Stammbaum“, etc.), sondern sich in seinen Ausführungen auf den Populations- und Artbereich konzentrierte, war die Deszendenz-Aussage von der gemeinsamen Abstammung aller Organismen auf den letzten Seiten des „Origin of species“-Buches deutlich. Als Reaktion zeigte sich nun in der Folge ein differenziertes Bild: Einerseits fand die Abstammungslehre ansich (Veränderlichkeit und Entstehung neuer Arten aus Vorläufer-Arten) weitgehend Zustimmung bzw. wurde zur Kenntnis genommen. Diese allgemeinere Anerkennung beruhte wohl darauf, dass Darwin eine Fülle von Belegen aus den Bereichen Biogeographie, Paläontologie, Morphologie & Entwicklung sowie Systematik brachte und die Abstammungslehre damit eine Denklösung für verschiedene Probleme in diesen unterschiedlichen Teildisziplinen bot; sie fungierte daher als integrierende Theorie. Bestätigung kam z. B. aber auch von H.W. Bates, welcher seine Forschungsergebnisse aus Südamerika bezüglich der Mimikry-Ausbildungen (1861) auf die „natürlichen Auslese“ zurückführte. Andererseits setzte demgegenüber mehr oder minder lautstarke Kritik zu Darwins verschiedenen Einzel-Erklärungen ein und solche Einwände brachten auch eine Reihe von alternativen und/oder ergänzenden Vorstellungen zur Diskussion. Unter diesen wurde die hinsichtlich geographischer Isolation begründete Migrations- oder Separations-Theorie (1868, 1870) von Moritz Wagner (1813-1887) in München der Selektion gegenübergestellt. Zudem blieben einige wesentliche Fragen offen: So war nicht zu übersehen, dass Darwin den Artbegriff (Konstanz) auflöste, ihn aber dennoch verwendete ohne sein diesbezüglich geändertes Verständnis genauer darzulegen. Auch brachte die durch Züchtung zwar anschauliche Ausbildung von Varianten keinen einzigen Beleg, dass aus einer Variante nun eine neue Art entstanden wäre; hier musste mit der Ähnlichkeit nächstverwandter Arten im gleichen oder nahen geographischen Raum argumentiert werden (vgl. ebenso Wallace). Woraus resultiert die Vererbbarkeit von abweichenden Merkmalen (Varianten), welche ja ohne gezielte Zucht wieder verschwinden? Die Herausbildung eines neuen Merkmals (einer Variante) kann erst dann im Kampf ums Dasein selektiv vorteilhaft sein, wenn das Merkmal schon weitgehend ausgebildet ist; was bestimmt also die Herausbildung eines neuen Merkmals, wenn keine Zielgerichtetheit (Teleologie) vorliegt? Unbeantwortet blieb bis zur Entwicklung der Genetik natürlich die Frage zur Ursache des Divergenz-Prinzips („Neigung“ zur Bildung von Varianten).

Den Einwänden hinsichtlich der Vererbbarkeit von abweichenden Ausprägungen versuchte Darwin schließlich dadurch zu entgehen, dass er die Möglichkeit der Vererbung von umweltbedingt erworbenen Eigenschaften einräumte, welche er 1868 im Rahmen der zweibändigen „Variation of plants and animals“ durch die sog. Pangenesis-Hypothese zu begründen versuchte. Hiernach werden in jeder Zelle Merkmalsträger („gemmules“) produziert, welche verteilt werden und letztlich ebenso in die Keimzellen gelangen, wodurch die erworbenen Merkmale auch erblich werden können. Im Gegensatz zu manch anderen Übereinstimmungen mit der Theorie von Lamarck (Art-Umwandlung, erbliche Variationen) brachte ihm dieser Rückgriff auf Lamarck (vgl. p. 11) Kritik aus den eigenen Reihen ein. 1871 kam dann Darwins drittes einschlägiges Buch „The descent of man, and selection in relation to sex“ heraus („Die Abstammung des Menschen und die geschlechtliche Zuchtwahl“), dessen Gedankengut wie beim „Origin of species“ teilweise ebenfalls schon bis 1838 zurückreichte.

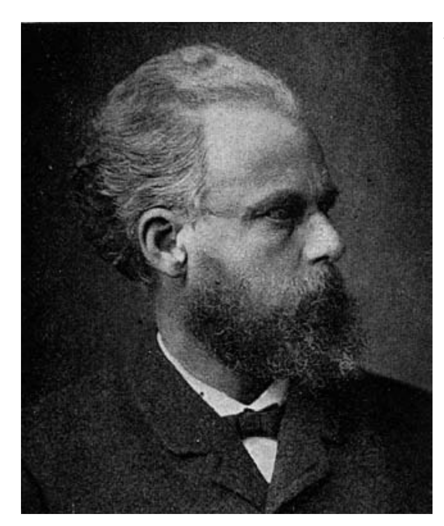
Mit Ausnahme des pangenetischen Erklärungsversuches (1868) verhielt sich Darwin gegenüber den Einwänden gegen seine Theorie jedoch passiv. Für ihn übernahmen vornehmlich Ch. Wallace und Thomas Henry Huxley (1825-1895) die Aufgaben der Darlegung, Verteidigung und wissenschaftlichen Durchsetzung. Th. Huxley, „Darwins Bulldogge“, welcher schon 1860 in Oxford schlagfertig gegen Bischof Wilberforce in Sache Affen-Ahnen aufgetreten war, brachte in vergleichend-anatomischen und in systematischen Arbeiten stammesgeschichtliche Vorstellungen ein. Wallace, welcher seine zoogeographischen Ergebnisse mit der Selektionstheorie verband und 1876 heraus brachte (vgl. die „Wallace-Linie“ in Indonesien als Faunengren-

ze), veröffentlichte nach Darwins Tod (1882) auch ein Buch mit dem neuen Begriff „Darwinismus“ (1889). Allerdings wurde darin Darwins Werk auf die Selektionstheorie reduziert, sodass sich demgegenüber andere Darwin-Verfechter wie Ernst Haeckel oder Ludwig Plate (1862-1937) als „Alt-Darwinisten“ bezeichneten.

Ernst Haeckel (1834-1919) in Jena brachte in seiner „Generellen Morphologie“ (1866) zunächst nicht nur einen Gesamtentwurf für die Disziplinen der Biologie mit entsprechender Charakterisierung samt teilweise neuer Benennung (Ontogenie, Phylogenie, Ökologie) und gliederte die Organismen neu in genealogische Großgruppen oder „Phyla“, welche nur zum Teil an Cuvier angelehnt waren; besondere Bedeutung maß er hierbei den Entwicklungsstadien als Zuordnungskriterium bei. Er stellte auch das schon bei Geoffroy St.-Hilaire (1822/1825) für die Wirbeltiere anklingende und 1864 von dem in Brasilien lebenden deutschen Zoologen Fritz Müller (1821-1897) vorformulierte „Biogenetische Grundgesetz“ (1866/1872) auf: Die Ontogenie stelle eine geraffte Wiederholung der Phylogenie dar, abzüglich der späteren Abweichungen (Kaenogenesen; 1875); im Zuge dessen entwickelte er auch die Gastraea-Theorie (1872-1877). Zudem setzte Haeckel in graphische Stammbaum-Schemata um, was Darwin als Entwicklungsabfolge der Organismengruppen aus einem gemeinsamen Ursprung nur angedacht haben dürfte; Haeckel unterstrich hiermit optisch wirksam die Aussage der Abstammungslehre.

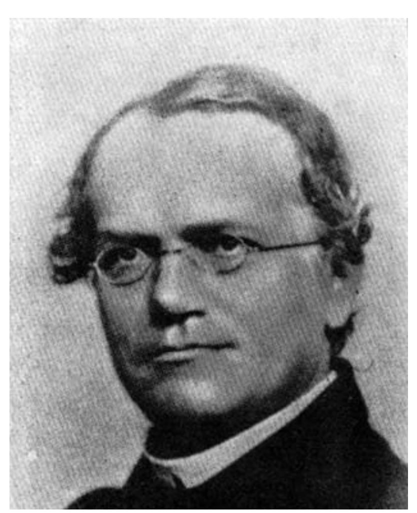
Der Neodarwinismus und die Synthese

Nach den Befruchtungs-Experimenten (1777-1780) des italienischen Abtes Lazzaro Spallanzani (1729-1799) an Fröschen konnte 1875 erstmals sowohl bei Tieren durch Oscar Hertwig (1849-1922) wie bei Pflanzen durch Eduard Strasburger (1844-1912), beide in Jena, die Befruchtung beobachtet werden, und Eduard van Beneden in Leiden (1846-1910) hatte 1884 auch den Befruchtungsvorgang mit Chromosomenteilung, Gleichwertigkeit der Gameten und Kernverschmelzung festgestellt (wobei die Bezeichnung „Chromosom“ erst 1888 geprägt wurde). Dadurch trat die Bedeutung der Gameten-Zellkerne für die Fortpflanzung verstärkt hervor. Knapp danach (1885) erschien „Die Continuität des Keimplasmas als Grundlage einer Theorie der Vererbung“ von August Weismann (1834-1914) (Abb. 6) in Freiburg, welche dann im Buch „Das Keimplasma: Eine Theorie der Vererbung“ (1892) erweitert ausgeführt wurde. Weismann unterschied hierbei scharf zwischen Keimzellen und somatischen Zellen, und er negierte den direkten Einfluss vom Soma auf das Keimplasma, d.h. von Umwelt-Einflüssen auf das Erbgut (Ablehnung der Theorien von Lamarck und St.-Hilaire). Erbliche Variabilität entstehe im Rahmen der Vereinigung (Amphimixis; Rekombination) der elterlichen Keimplasmen, welche kleine und kleinste Partikel enthalten (vgl. Chromosomen), die zum Teil für die Weitergabe bestimmt seien (Erbfolge), zum anderen die Ausdifferenzierung des Organismus durchführen. Weismann spekulierte hierzu mit interzellulären Faktoren, welche auf die Partikel einwirken, wodurch es zu erblichen individuellen Varianten komme, die „unbewusst“ ausgewählt würden (vgl. Selektion durch Zufall). Diese Interpretation wurde von Weismanns Kritikern als Neodarwinismus bezeichnet, welchem parallel dazu der Neolamarckismus gegenüber stand (vgl. auch C. Naegeli, unten). Dieser war zunächst durch den englischen Sozialphilosophen Herbert Spencer (1820-1903) mit Streitschriften gegen Weismann vertreten (1893) und argumentierte mit Telegonie (Einfluss von früheren Begattungen auf die Nachkommenschaft späterer Begattungen). Spencer vertrat vordem selbst Selektions-Ideen und prägte das „survival of the fittest“ (Überleben des Angepasstesten, 1864) statt „natural selection“ (natürliche Auslese), was von Darwin dann übernommen wurde (5. Auflage, 1869); Spencer übertrug dieses Prinzip des Überlebens der Tauglichsten im Kampf ums Dasein auch auf die menschliche Gesellschaft (1884; Sozialdarwinismus). Weismanns Theorie und seine Anerkennung der Auslese als einzigen wesentlichen Faktor brachte mit sich, dass sich die Evolutionsbiologen mit der Frage der Vererbung erworbener Eigenschaften auseinandersetzen mussten und von Weismanns Gegner Belegbarkeit ihrer Ideen abverlangten; dadurch standen in den anschließenden Jahrzehnten verschiedenste genetische Untersuchungen im Vordergrund.


Abb. 6: Portrait August Weismann (1834-1914).

Inzwischen hatte sich in Brünn (Brno) der Augustiner-Mönch Gregor Johann Mendel (1822-1884) (Abb. 7), angeregt durch die väterliche Obstbaum-Kultivierung und den Besuch der Vorlesungen von Prof. Franz Unger (vgl. oben) während des Lehramtsstudiums in Wien, ab 1853 mit dem Fragenkomplex der Hybridisierung beschäftigt. Er züchtete im Kloster zunächst Mäuse

Abb. 7: Portrait Gregor J. Mendel (1822-1884).



und ab 1854 Erbsen um die gezielte Weitergabe von Merkmalen auf die Nachkommen zu entschlüsseln. Nach dem Misserfolg bei der (2.) Lehramtsprüfung (3. Mai 1856), war für Mendel die Berufswahl Gymnasial-Lehrer für Naturgeschichte & Physik zu werden versperrt und so konnte er sich nun intensiv der Erbsenzucht widmen (besonders der Saaterbse *Pisum sativum* LINNAEUS). Bis 1863 führte er aufwändige Kreuzungen von Varietäten durch, wobei Mendel sich – entgegen früheren Züchtern – nicht auf die Gesamtheit der Pflanzen, sondern auf ausgewählte Merkmale der Pflanzen (z. B. hochwüchsig : kurz) und der Samen (z. B. Erbsen rund : runzelig) konzentrierte, welche er anhand der 1855 abgeschlossenen Voruntersuchungen als geeignet festgestellt hatte. Die Anfangskreuzungen betrafen jeweils ein Merkmalspaar (monohybrid), ab 1860 unternahm Mendel Kreuzungen mit zwei Merkmalspaaren (dihybrid), ab 1862 führte er auch Trihybrid-Kreuzungen und Rückkreuzungen durch. Bei der Auswertung der Kreuzungsergebnisse von über 11 000 Pflanzen wendete Mendel nun (erstmals) ein statistisches Vorgehen an und setzte das Aufscheinen der Merkmale in den Nachkommen in gegenseitige Beziehung (Kombinatorik). Hierbei ergab sich zunächst, dass „dominierende“ und „rezessive“ Merkmale vorhanden waren. Hinsichtlich der sichtbaren Ausprägung der vererbten Merkmale zueinander zeigten sich daraus bei den Nachkommen bestimmte Zahlenverhältnisse, welche als „Mendelsche Erbregeln“ bekannt wurden. G. Mendel konnte mit seinen Versuchen hierbei belegen, dass jedes Merkmal = jeder Erbfaktor (seit 1909 als „Gen“ bezeichnet) eines Paares (Allele auf homologen Chromosomen) unabhängig weitergegeben wird (sofern jedes Allel einzeln – und nicht mit einem anderen Erbmerkmal/Gen gekoppelt – auf einem Chromosom liegt); auch wenn das Merkmal äußerlich (im Phänotyp) nicht ausgeprägt ist, liegt es im Erbgut (im Genotyp) vor.

Wie bekannt, blieben Mendels 1865 vorgetragene und 1866 in den „Verhandlungen des Naturforschenden Vereines Brünn“ veröffentlichten Ergebnisse ohne Beachtung (auch bei Ch. Darwin wurde ein nicht aufgeschnittener Separatdruck gefunden), bzw. stießen gemäß Korrespondenz bei dem bekannten Botaniker Carl Wilhelm v. Naegeli (1817-1891) in München auf Unverständnis. Naegeli hatte sich mit Pflanzen-Embryologie befasst, wobei er den ontogenetischen Ablauf 1844 einem Vervollkommnungs-Trieb zugeschrieben hatte (vgl. Lamarck). Seine anschließenden Untersuchungen und Kreuzungsversuche von Arten (Bastarde, die gegenüber Mendels Varianten kaum Merkmals-Aufspaltungen zeigen) brachten Naegeli schließlich zur ziemlich spekulativen „Idioplasma“-Theorie („Theorie der Abstammungslehre“, 1884), wonach der erbliche Anteil („Idioplasma“) der Molekülgruppen („Micellen“) des Ei-Protoplasmas durch eine „innere Kraft“ umgebildet werde. Demgegenüber wies jedoch Wilhelm Olbers Focke (1834-1922), Arzt in Bremen, in dem 1881 veröffentlichtem Buch „Die Pflanzen-Mischlinge“ auf Mendels Experimente hin, wodurch verschiedene Pflanzenzüchter aufmerksam wurden. Hervorzuheben ist hierunter Carl Erich Correns (1864-1933), welcher in den 1890er Jahren in Tübingen Kreuzungsexperimente an Maispflanzen durchführte und seine Ergebnisse in unmittelbarem Zusammenhang mit Mendels Untersuchungen im „Bericht der Deutschen Botanischen Gesellschaft“ Bd. 18 (1900) veröffentlichte. Er ordnete und ergänzte Mendels Befunde, formulierte die „Mendelschen Regeln“, und kann als wahrer „Wiederentdecker“ von Mendels Arbeiten gelten. Carl Correns und der Engländer William Bateson (1861-1926) brachten in der Folge Gregor J. Mendel und seine Kreuzungsversuche auch ins allgemeine Bewusstsein der Wissenschaft (wobei Bateson 1903 etliche Begriffe und 1907 auch die Bezeichnung „Genetik“ einführte). Erich Tschermak v. Seisenegg (1871-1962) in Wien experimentierte wie Mendel an Erbsen und publizierte im gleichen Bericht-Band 18 der Dtsch. Botanischen Gesellschaft (1900). Er erhielt für die zweite Kreuzungs-Generation bei dominantem Erbgang wie Mendel im Phänotyp das Verhältnis von 3 : 1, doch waren die weiteren Ergebnisse unklar. Hugo de Vries (1848-1935) in Amsterdam, ebenfalls als „Wiederentdecker“ genannt, wies in seinem Artikel im selben Band 18 (1900) allein in einer Fußnote auf Mendel hin; obwohl auch de Vries bei Bohnen das 3 : 1 Phänotyp-Verhältnis feststellte, lehnte er wenig später Mendels Erbregeln ab. Das Auffinden einer plötzlich gebildeten Varietät bei der Nachtkerze führte de Vries auf eine spontane „Mutation“ zurück und in seiner „Mutationstheorie“ (1901-1903) unterstrich de Vries die Möglichkeit der sprunghaften Artentstehung ohne Selektion. Im zoologischen Bereich brachte einerseits Bateson (1900) Ergebnisse bei Hühnerrassen, wie andererseits bereits Wilhelm Johann Haake (1855-1912) in Darm-

stadt ab 1893 zur Widerlegung der Keimplasma-Theorie von Weismann Mäuse züchtete und die Dominanz der grauen Farbe entsprechend der Spaltungsregel 3 : 1 feststellte (1897). Lucien Cuénot (1866-1951) in Nancy, welcher ab 1898 Kreuzungsversuche an Mäusen zur Widerlegung von Telegonie durchführte (vgl. H. Spencer), konnte Haakes Ergebnis 1902-1905 absichern.

Die anschließende Periode stand daher vornehmlich im Zeichen von verschiedenen Arbeiten zur Tragweite der Erbregeln in Verbindung mit den cytologischen Ergebnissen einerseits (z. B. 1903 die Halbierung des Chromosomensatzes während der Reduktionsteilung durch Theodor Boveri, 1862-1915) und andererseits zur Auswirkung der Mutationstheorie; beides wurde mitunter, so von W. Bateson (1905), als nicht vereinbar mit dem Darwinismus gesehen. In Hinsicht auf Darwins Selektionstheorie war hierbei aber z. B. von Bedeutung, dass in den Keimzellen beider Geschlechter homologe Chromosomen festgestellt wurden, welche durch sexuelle Reproduktion im Rahmen einer Population vielfältige Möglichkeiten der Neukombination ermöglichen (Rekombination). In diesem Sinne schränkte auch William Ernest Castle (1867-1962) in Berkeley/Kalifornien anhand seiner eigenen Züchtungen an Ratten die Gültigkeit der Mutationstheorie ein („Heredity in relation to evolution and animal breeding“, 1911) und hob die Vielfalt der Variationen in einer Fortpflanzungsgemeinschaft hervor, worauf die Selektion einwirken kann. Mit den Experimenten von Thomas Hunt Morgan (1866-1945) an der Columbia Universität in New York begann ab 1907 durch die cytologischen und populationsgenetischen Untersuchungen an der Tau- oder Fruchtfliege *Drosophila melanogaster* MEIGEN der Durchbruch der genetischen Forschung. Nicht nur konnten bereits 1911 Mutationen bestätigt, sondern 1919 zusätzliche Vererbungsregeln aufgestellt werden (lineare Anordnung der Gene, Genkoppelung, Genaustausch durch „crossing over“); hinzu kamen weitere Erkenntnisse wie geschlechtsgebundene Vererbung u.a.m. Schließlich wurde 1925 auch die Vereinbarkeit der Mendelschen Regeln mit der Selektions-Theorie einbezogen („Evolution and Genetics“) und von Morgan eine zusammenfassende Gentheorie aufgestellt („The Theory of the gene“, 1926).

Trotz dieser Annäherung (Morgan 1925) blieben unter den Evolutionisten zwei Richtungen bestehen: Auf der einen Seite die Organismiker, welche die Fragen nach dem Ursprung und der Radiation der Organismen sowie nach den Ursachen der Vielfalt beschäftigten und eine allmähliche Evolution durch Auslese im Rahmen von Populationen und hierarchischen Taxa vertraten. Demgegenüber die von ihrer Objektivität überzeugten, physikalisch-experimentell arbeitenden Genetiker, welche sich auf Genhäufigkeit, Genmerkmale sowie deren Veränderungen im Rahmen des Genbestandes konzentrierten; sie sahen, allen voran die pragmatischen Mendelisten, in den Rekombinationen wie Mutationen (neue Allele) die wesentlichen Faktoren für Variation und (sprunghafte) Artbildung (Evolution durch Mutationsdruck). Parallel dazu formierten sich experimentell arbeitende Organismiker (Entwicklungs-Physiologen) um den Fragenkomplex der indirekten Vererbung, besonders wenn die Selektionstheorie keine Erklärung bot; hierbei wurde zum Teil auf Darwins Pangenesis-Hypothese, zum anderen direkt auf Lamarck zurückgegriffen (Neo-Lamarckismus). So behandelten die Veröffentlichungen 1918 von Ross Granville Harrison (1870-1959) an der Yale Universität (New Haven/Connecticut), 1907-1925 von Paul Kammerer (1880-1926) in Wien und 1927 vom Engländer William MacDougall (1871-1938) an der Harvard-Universität (Cambridge/ Massachusetts) die Vererbung erworbener Merkmale; allerdings konnten die Ergebnisse späteren Nachprüfungen nicht standhalten. Im Falle Kammerer, welcher u.a. Brunftschwielen an der Geburtshelfer-Kröte (*Alytes obstreticans* WAGLER) herauszüchtete und öffentlich der Fälschung bezichtigt wurde (P. Kammerer beging am 23. Sept. 1926 Selbstmord), ist jedoch hervorzuheben, dass er selbst bereits 1918, ebenso 1924 (englisch) bzw. 1925 (deutsch), die genannten Schwielen als Atavismus bezeichnete. Inzwischen war in der Sowjetunion von der Akademie 1925 die Genetik als nicht vereinbar mit dem Marxismus erklärt worden; hingegen wurde die lamarckistische „Milieutheorie“ betont, welche von dem erfolgreichen Obstzüchter Iwan Wladimirowitsch Mitschurin (1855-1935) breitenwirksam vertreten wurde. In diesem Sinne einen würdigen Nachfolger zu finden hatte daher P. Kammerer Anfang 1926 einen Ruf an den Pawlow-Lehrstuhl in Moskau erhalten. Nun konnte der ukrainisch-russische Botaniker Trofim Denisowitsch Lysenko (1898-1976) aufrücken, welcher als wissenschaftlicher Leiter für Genetik und Züchtung 1929-1938 in Odessa und dann in Moskau als letzter bedeutender (staatsideologisch gestützter) Neo-Lamarckist die führende Rolle übernahm.

Eine wirkliche Annäherung der beiden Lager unter den Evolutionisten (Genetiker, Organismiker) erfolgte erst unter dem Eindruck der Ergebnisse in der Populationsgenetik. Die mathematisch-statistischen Untersuchungen von Selektions-Auswirkungen durch den U.S. amerikanischen Tierzüchter Sewall Wright (1889-1988) aus 1921 und 1931 mit Darlegung der „genetischen Drift“ und durch den englischen Biometriker Ronald Aylmer Fisher (1890-1962) aus 1928 und 1930 hinsichtlich Dominanz und Ausbreitungsrate von Genen hatten hierzu richtungsgebenden Anteil. Parallel dazu stellte der russische Entomologe Sergei Sergejewitsch Chetverikov (1880-1959) Untersuchungen bei *Droso-*

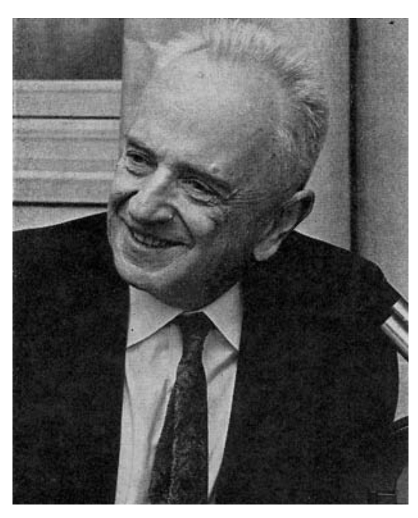
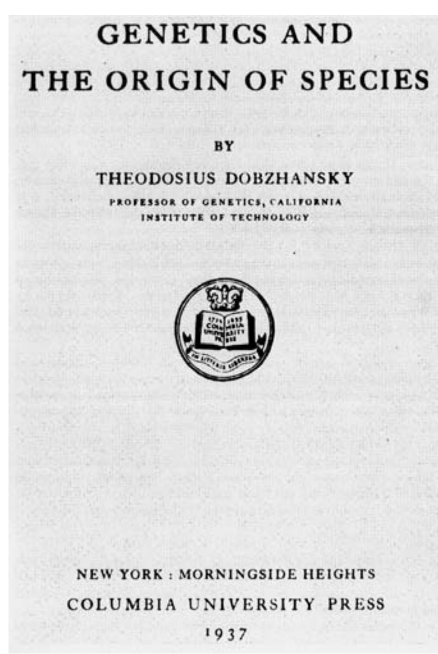


Abb. 8: Portrait Theodosius Dobzhansky (1900-1975).

phila über Mutanten, Heterozygotie und die Wechselwirkung der Gene an (1926 zusammengefasst); er stellte hierbei auch fest, dass rezessive heterozygote Mutanten lange in der Population verborgen bleiben können (was durch die schon 1908 bzw. 1909 durchgeführten mathematischen Berechnungen, dass rezessive Anlagen im Erbgang nicht verschwinden, bestätigt wurde: Hardy-Weinberg Gesetz, 1943). Auf der Basis dieser Ergebnisse und weiterer populationsgenetischer Untersuchungen vollzog nun 1937 der russische Zoologe und Genetiker Theodosius Dobzhansky (1900-1975) (Abb. 8) einen Brückenschlag zwischen Genetikern und Organismikern und leitete damit eine Synthese ein. Th. Dobzhansky hatte zunächst als Zoologe in Kiew gearbeitet und begann 1924 in Leningrad (St. Petersburg) Studien an *Drosophila*, welche er nach seiner Emigration 1929 in Pasadena/Kalifornien (wo seit 1928 Th. H. Morgan wirkte) fortsetzte; ab 1940 war Dobzhansky Zoologie-Professor in New York. In seinem ausschlaggebenden Buch (Abb. 9) „Genetics and the origin of species" (1937; „Die genetischen Grundlagen der Artbildung", 1939) verband er die umfangreichen Befunde zur organischen Vielgestaltigkeit mit der Cytogenetik sowie Populationsgenetik, behandelte u.a. die Selektion wie die Isolationsmechanismen (bes. die reproduktive Isolation), und definierte die Arten als natürliche Einheiten. Damit traten wie bei Darwin die Arten wieder in den Mittelpunkt des Evolutionsprozesses, deren biologische Differenzierung und taxonomisch-systematische Abgrenzung 1942 von Ernst Mayr (1904-2005) im Sinne des „biologischen" Artkonzeptes als fortpflanzungsmäßig isolierte Gruppen von Populationen dargestellt wurde (Systematics and the origin of species"); der deutsche Ornithologe und Systematiker E. Mayr lebte seit 1931 in den USA (ab 1955 Professor an der Harvard University, Cambridge/Mass.) und veröffentlichte 1963 zudem „Animal species and Evolution" („Artbegriff und Evolution", 1967). Ebenso 1942 erschien von dem Engländer Julian Huxley (1887-1975) die Abhandlung „Evolution, the modern synthesis", womit der Begriff „Synthetische Theorie der Evolution" eingeführt wurde. In die gleiche Richtung zielte die Überbrückung des Gegensatzes der schrittweisen Artbildung (Mikroevolution) zur Saltation (Makroevolution), welche letztere von vielen Paläontologen hinsichtlich der stratigraphischen Befunde vertreten wurde: Der U.S-amerikanische Paläontologe George Gaylord Simpson (1902-1984) brachte 1944 „Tempo and mode in evolution" („Zeitmaße und Ablaufformen der Evolution", 1951) und 1949 „The meaning of evolution" heraus, der Zoologe Bernhard Rensch (1900-1990) in Münster/Westfalen folgte 1947 und publizierte „Neuere Probleme der Abstammungslehre – die transspezifische Evolution".



GENETICS AND
THE ORIGIN OF SPECIES

BY

THEODOSIUS DOBZHANSKY

PROFESSOR OF GENETICS, CALIFORNIA
INSTITUTE OF TECHNOLOGY

NEW YORK : MORNINGSIDE HEIGHTS
COLUMBIA UNIVERSITY PRESS
1937

Abb. 9: Titelseite Th. Dobzhansky 1937.

Die „Synthese" der Standpunkte nach dem 2. Weltkrieg, welche weitgehend erfolgreich angenommen wurde, brachte die Übereinstimmung hinsichtlich der Allmählichkeit der Evolution, der wesentlichen Bedeutung der natürlichen Selektion und des Ursprungs der Vielfalt auf der Basis des Populationskonzeptes. Hinzu kam die mit Annahme der natürlichen Auslese ohnehin obsolete Vorstellung einer finalistischen Vervollkommnung (Zielgerichtetheit, Teleologie, Orthogenese) und die zusätzliche Widerlegung solch geradliniger oder orthogenetischer, zweckgerichteter Vorgänge durch G.G. Simpson („The major features of evolution", 1953); damit erfolgte auch an die 1955 erschienene, teleologische Darstellung „Le phénomène humain" („Der Mensch im Kosmos", 1959) des Jesuiten und Paläontologen Pierre Teilhard de Chardin (1881-1955) eine vorweggenommene Absage. Trotz des Erreichten blieben selbstredend jedoch noch weitere offene Fragen und mit der Zunahme der Kenntnisse von Zusammenhängen entstanden neue, erklärungsbedürftige Einzelheiten. Bereits 1953 folgte die systemtheoretische Abhandlung zur organis-

mischen Biologie anhand der „Biophysik des Fließgleichgewichtes“ des ab 1949 in Kanada wirkenden Österreichers Ludwig v. Bertalanffy (1901-1972); dies bezog sich auch auf die selbstregulierenden Ökosysteme, welche in seiner „General systems theory“ (1969) einbezogen sind. Das zufällige In-Existenz-Treten einer Veränderung (einer neuen Organisations- und/oder Funktionsform) durch Wechselwirkung oder Zusammenschluss von Systemen wurde 1973 von Konrad Lorenz (1903-1989) als „Fulguration“ bezeichnet. Dieser Vorgang wird heute in verschiedenen Bereichen einschließlich der biologischen Ebene als „Selbstorganisation komplexer Systeme“ verstanden, als ungerichteter dynamischer Prozess für neue Ordnungszustände.

Die evolutive Tragweite zufälliger Veränderungen im Erbgefüge (Mutationen) war hinsichtlich der Auswirkungen zunächst vorwiegend als schädlich (nachteilig bis letal, „negativ“) oder als günstig (vorteilhaft, „positiv“) beurteilt worden (Mayr 1963/1967). Durch die ab 1968 dargelegten Analysen des japanischen Populationgenetikers Motoo Kimura (1924-1994) wurde demgegenüber hervorgehoben, dass – wie schon von S. Chetverikov angedeutet (vgl. oben) – häufig sog. neutrale Mutationen erfolgen, welche ohne ersichtliche Auswirkung im Erbgang mitgeschleppt werden („The neutral theory of molecular evolution, 1983). Solche neutrale Mutationen können jedoch Eigenschaften betreffen, welche sich bei Umwelt-Veränderungen günstig = prae-adaptiv/prae-disponiert auswirken (z.B. DDT-Resistenz/Immunität von Malaria übertragenden Mükken in Florida Ende der 1940er Jahre). Die Zufallsverteilung von Erbmerkmalen war ja weitgehend bekannt und bezog sich darauf, wie die Rekombination (mit „Crossing over“) bei der mitotischen 1. Teilung und wie die Weitergabe auf die vier haploiden Tochterzellen während der 2. (Reduktions-)Teilung oder Meiose erfolgt, welches der vier potentiellen Eier sich tatsächlich entwickelt (und nicht zum Richtungskörper wird), welches der zahlreichen Spermien zur Befruchtung gelangt, u.a.m.. Die Relation von Selektion und Zufallsereignissen (stochastische Ergebnisse) für die Variabilität des Lebens ist allerdings noch nicht aufgedeckt. Die Untersuchungen des französischen Molekularbiologen Jacques Monod (1910-1976) am Coli-Bakterium (*Escherichia coli* (MIGULA)) führten bei der Eiweißsynthese zur Aufdeckung von Regulationsmechanismen durch Struktur- und Regulator-Gene (Schalt-Gene), was ihn hinsichtlich der Komplexität der Vorgänge in der Folge (1970) zur besonderen Betonung des Zufalls bei evolutiven Neuerungen führte („Le Hasard et la necessité“; „Zufall und Notwendigkeit“, 1971). Inzwischen konnte der Biochemiker Manfred Eigen (*1927) aufzeigen, dass Evolution bereits auf molekularer Ebene existiert (1971, 1987). Verschiedene seitdem festgestellte Regulator-Gene erwiesen sich von übergeordneter Ausprägungsbedeutung, so wie die Hox-Gene für räumliche Anordnungen im Körper-Bauplan. Einerseits wird durch Abfolge mehrerer Regulator-Gene (Kaskade) eine Hierarchie sichtbar, wie andererseits durch pleiotrope Struktur-Gene (für mehrere Merkmale des Phänotyps kodierende Gene) die einengende Kanalisierung („constraints“) verständlich wird, welche Orthogenese vortäuscht.

Nachwort

Die biologische Theorie der Evolution ist inzwischen zunehmend bestätigt und prinzipiell weitgehend anerkannt. Als diesseitig-materielle wissenschaftliche Theorie ist sie überprüfbar und wird in Teilbereichen laufend verbessert und/oder korrigiert; damit ist sie auch grundsätzlich falsifizierbar. Im frühen Stadium (Lamarck, Darwin) zunächst eine noch umstrittene Theorie gegenüber dem Glauben an Schöpfung (Kreationismus), zeigt der inzwischen umfangreiche, hohe Erklärungswert anhand der Übereinstimmung mit den durch die Forschung vielseitig aufgedeckten Tatsachen auf, dass die Theorie zum biologischen Evolutionsgeschehen weitgehend die Realität widerspiegelt. Biologische Evolution ist also der Prozess, dass im Laufe der Generationenabfolge die Nachfahren einer Fortpflanzungsgemeinschaft andersartiger werden. Dieser Vorgang ist dadurch bedingt, dass sich in Gameten und Knospen durch zufällige Veränderungen (Mutationen) der Erbträger, durch zufällig unterschiedliche Verteilung der Erbanlagen, sowie (bei sexueller Fortpflanzung) durch deren zufällige Rekombination und durch die Zufälligkeit bei der Befruchtung eine genetische Variabilität (Vielfalt) in der Nachkommenschaft ergibt, woraus die Umwelt hinsichtlich Angepasstsein und die geschlechtliche Zuchtwahl durch eine optimierende Auslese (Selektion) Änderungen im Gen-Bestand der Populationen bewirkt.

Diese wissenschaftlichen Ergebnisse sind in ihrer Bedeutung mitunter jedoch schwer nachvollziehbar und die häufigsten Probleme treten im Zusammenhang mit zielgerichtetem (teleologischem, orthogenetischem) Zweckdenken auf: Hinsichtlich beobachteter Eigenschaften oder festgestellter Merkmale ergeben sich aus dem menschlichen Selbstbewusstsein (Anthropozentrismus) entsprechende Fragen nach dem Sinn und Wert der Abläufe in der Natur, nach dem Wozu und dem Warum. Von der Existenzfrage (Sinn des Lebens) bis zu einfachsten Aussagen wie z. B. „Alles in der Natur hat (doch) seinen Sinn“ oder „die lästigen Mücken sind als Nahrung für die Schwalben da“ durchzieht eine zielgerichtete Kausalität weite Bereiche von Lösungsversuchen. Dies erweist sich besonders im religiösen Rahmen

verankert. Widerstand gegen das aufgedeckte Evolutionsgeschehen kommt daher naturgemäß aus diesen Kreisen, welche in Stammesmythen oder in ihrer Glaubenslehre Schöpfungsberichte enthalten. Von den „Zeugen Jehovas" bis zu den Vertretern der „Intelligent Design"-Bewegung (USA) wird weiterhin der Glaube an einen Schöpfer und/oder göttlichen Lenker bzw. an transzendentale Faktoren vertreten (Kreationismus) und die ungerichtete biologische Evolution in Abrede gestellt: „*Die Evolution im Sinn einer gemeinsamen Abstammung (aller Lebewesen) kann wahr sein, aber die Evolution im neodarwinistischen Sinn – ein zielloser, ungeplanter Vorgang zufälliger Veränderung und natürlicher Selektion – ist es nicht.*" – „*Wir glauben, dass Gott die Welt nach seiner Weisheit erschaffen hat. Sie ist nicht das Ergebnis irgendeiner Notwendigkeit, eines blinden Schicksals oder eines Zufalls.*" (Christoph Kardinal Schönborn/Wien vom 7. Juli 2005 in New York, laut „Kathpress" vom 11.7.05). Die „Intelligent Design"-Bewegung bemüht sich hierbei die Einbindung transzendentaler Faktoren als Wissenschaft darzustellen und sie dem wissenschaftlich fundierten Ergebnis der Evolutionsforschung (Vorgang aus Zufälligkeiten und Auslese) gleichberechtigt gegenüber zu stellen.

Zusammenfassung

Der Beitrag bringt einen Abriss zur Entwicklung des Evolutionsdenkens in den Naturwissenschaften bzw. in der Folge in der organismischen Welt (Biologie). Es wird aufgezeigt, dass die verschiedenen Ansätze zur Überwindung von statischer Existenz (Schöpfung, Urzeugung, Konstanz, Kreationismus) gegenüber einer Veränderlichkeit (Umwandlung, kontinuierliche Entwicklung, Evolution) erst zu Beginn des 19. Jahrhunderts zu einer allgemeinen Evolutionstheorie führten (LAMARCK 1809). Die Annahme, dass die evolutive Umwandlung von Populations-Varianten anhand von Auslese (Selektion) im Rahmen des „Kampfes ums Dasein" erfolgt, führte zur Deszendenz-Vorstellung mit gemeinsamer Abstammung aller Organismen (DARWIN 1859). In der Folge konnte die genetische Forschung die Ursachen für die Variabilität des Erbgutes aufdecken (Mutation, Zufallsverteilung, Rekombination), was jedoch zunächst eine Sprunghaftigkeit der Evolution durch Mutationsdruck hervorheben ließ. Erst populationsgenetische Ergebnisse führten zu einer Überbrückung der verschiedenen Standpunkte (DOBZHANSKY 1937) und letztlich zu einer Übereinstimmung hinsichtlich der natürlichen Selektion im Rahmen des Populationskonzeptes und der Allmählichkeit der Evolution ohne Zielgerichtetheit.

Literatur

BURKHARDT R.W. (1977): The spirit of system: Lamarck and evolutionary biology. — Harvard Univ. Press, Cambridge (Mass.): 1-285.

CAPELLE W. (Hrsg.) (1968): Die Vorsokratiker. — Kröners Taschenausgabe 119. A. Kröner, Stuttgart: 1-503.

DARWIN Ch. (1872): The Origin of Species. — Nachdruck der 6. Auflage (Hrsg. G.G. SIMPSON), Collier-Macmillan, New York; 7. Aufl. 1974: 1-512.

HOSSFELD U. (1998): Die Entstehung der modernen Synthese im deutschen Sprachraum. — Stapfia **56**: 185-226.

JAHN I., LÖTHER R. & K. SENGLAUB (1982): Geschichte der Biologie. — VEB G. Fischer-Verlag, Jena: 1-859.

JAHN I. (1990): Grundzüge der Biologiegeschichte. — UTB-Taschenbücher 1534 (G. Fischer, Jena): 1-507.

JANNING W. & E. KNUST (2004): Genetik. — Georg Thieme Verlag, Stuttgart: 1-472.

LAMARCK J.-B. de Monet, Chevalier de (1809): Philosophie zoologique. 2 Vols (422 & 450 pp.), ed. Dentu, Paris. (dtsch: Zoologische Philosophie. Oswalds Klassiker Bd. **277** (2002): 1-628.

LEFÈVRE W. (1984): Die Entstehung der biologischen Evolutionstheorie. — Ullstein-Buch Nr. 35186. Ullstein, Frankfurt/Main: 1-293.

LORENZ K. (1973): Die Rückseite des Spiegels. — Piper & Co., München: 1-338.

MAINZER K. (1997): Komplexität in der Natur. — Nova Acta Leopoldina NF 76 (303): 165-189.

MAYR E. (1967): Artbegriff und Evolution. — PareyVerlag, Hamburg & Berlin: 1-617.

MAYR E. (1984): Die Entwicklung der biologischen Gedankenwelt. — Springer-Verlag, Berlin: 1-766.

MEYER S.C. (2004): The origin of biological information and the higher taxonomic categories. — Proceedings of the biological Society of Washington, 117(2): 213-239.

MÜHLESTEIN H. (1957): Die verhüllten Götter. — Verlag Kurt Desch, Wien/München/Basel: 1-452.

RENSCH B. (1972): Neuere Probleme der Abstammungslehre. Die transspezifische Evolution. — 3. Aufl.; F. Enke Verlag, Stuttgart: 1-468.

RIEDL R. (2003): Riedls Kulturgeschichte der Evolutionstheorie. — Springer-Verlag, Berlin Heidelberg: 1-236.

SALVINI-PLAWEN L. (2003): Gregor Johann Mendel (1822-1884) – ein biographischer Streifzug. — In: ANGETTER D. & J. SEIDL (Hrsg.), Glücklich, wer den Grund der Dinge zu erkennen vermag (Österreichische Mediziner, Naturwissenschafter und Techniker im 19. und 20. Jahrhundert); Peter Lang GmbH, Frankfurt: 73-98.

SCHÖNBERGER O. (Hrsg.; 2001): Physiologus. — Universal-Bibliothek Nr. 18124. Philipp Reclam jun. GmbH & Co., Stuttgart: 1-165.

Anschrift des Verfassers:

Univ.-Prof. Mag. Dr. Luitfried SALVINI-PLAWEN
Universität Wien, Zentrum für Zoologie
Althanstraße 14
1090 Wien, Austria
E-Mail: luitfried.salvini-plawen@univie.ac.at